

Soziale Strategien und ihre Evolution

Dr. Heinz-Ulrich Reyer, Seewiesen

In der Soziobiologie wird versucht, bisher weitgehend getrennte Wissenschaftsbereiche zu einer Synthese zu vereinigen. Zahlreiche Arbeiten setzen dementsprechend erhebliche mathematische, genetische, populationsbiologische und ökologische Kenntnisse voraus. Mangelnde Vertrautheit mit manchen dieser Fachgebiete, verbunden mit der zum Teil neuen (und nicht immer glücklichen) soziobiologischen Terminologie, führt schon heute dazu, daß Kollegen oft aneinander vorbeireden und aufgrund von Mißverständnissen in heftige Auseinandersetzungen geraten.

In der Hoffnung, zumindest einige Schwierigkeiten etwas verringern zu können, will ich einen kurzen Überblick geben über grundlegende theoretische Konzepte, angewandte Methoden und häufige Mißverständnisse, die gegenwärtig immer wieder auftauchen, wenn vom Anpassungswert sozialen Verhaltens die Rede ist. Dabei werden gelegentlich einfache mathematische Formulierungen benutzt, die heute Grundlage vieler soziobiologischer Argumentationen sind. Alle Formeln werden möglichst anschaulich aus Befunden hergeleitet und dann als Hilfe bei der Formulierung von weiteren Hypothesen eingesetzt. Ausführlichere zusammenfassende Darstellungen finden sich in [1—5].

Gesamtfitneß

Im Vordergrund des Überblicks soll die Frage stehen: Was nützt und was kostet ein sozialer Zusammenschluß von Individuen in Einheiten der Gesamtfitneß (engl. inclusive fitness)? Gesamtfitneß ist definiert als der Beitrag eines Genotyps (das heißt der Erbanlagen) zur nächsten Generation verglichen mit dem Beitrag anderer Genotypen in derselben Population [1]. Fitneß ist also ein relatives Maß, und deshalb kann man theoretisch seine Fitneß auch dann verbessern, wenn man durch boshafte Verhalten der Genausbreitung anderer Individuen stärker schadet als der eigenen (Abb. 1) Allerdings gibt es bis heute keine überzeugenden Beispiele für boshafte Verhalten unter Tieren [6].

Da wir die Ausbreitung der eigentlichen Fitneßeinheiten, der Gene, im Falle von Verhaltensteuernden Genen nicht direkt verfolgen können, benutzen

wir als praktische Einheiten die Zahl der Träger dieser Gene:

- a) Die Zahl der eigenen Nachkommen. Das ist die persönliche Komponente der Gesamtfitneß, auch direkte Fitneß genannt [7].
- b) Die Zahl der Nachkommen von Verwandten. Das ist die Verwandten- oder Kin-Komponente der Gesamtfitneß, auch indirekte Fitneß genannt [7]. Ihr widmen sich seit Hamiltons [8] bahnbrechender Arbeit mehr und mehr Untersuchungen.

Wenn im folgenden die direkte und indirekte Fitneß sowie die Individual- und Verwandtenselektion in ihrer Bedeutung für die Evolution sozialen Verhaltens gesondert besprochen werden, so dürfen wir doch nicht vergessen, daß dieser historisch üblichen und didaktisch nützlichen Einteilung kein realer Unterschied entspricht [2]. Beide Komponenten sind Bestandteil der Gesamtfitneß und unterliegen der natürlichen Selektion, die auf der unterschiedlichen Weitergabe von Genen beruht. Die Begriffe deuten nur an, daß diese Weitergabe durch verschiedene Strategien erfolgen kann: durch Investition in eigene Nachkommen und Investition in andere Verwandte.

Mit dem Begriff Strategie ist nicht gemeint, daß Tiere bewußt Nutzen und Kosten verschiedener Verhaltensmöglichkeiten gegeneinander abwägen. Der Begriff besagt nur, daß die verschiedenen Verhaltensmöglichkeiten gemäß bestimmten Verhaltensprogrammen eingesetzt werden, die sich im Laufe der Evolution entwickelt haben [2].

Direkte Fitneß und Individual-Selektion

Die Zahl der eigenen Nachkommen ist zwar ein gutes, aber nicht immer feststellbares Maß für die direkte Fitneß. Deshalb müssen oft weitere Ersatzmaße herangezogen werden, die mehr oder weniger gut mit der Genausbreitung korrelieren können: zum Beispiel die Zahl der Kopulationen, die Überlebensrate oder gar die gefundene Nahrungsmenge.

Laborexperimente und Freilanduntersuchungen an einer Vielzahl von Tierarten haben gezeigt, wie der Zusammenschluß zu Gruppen die direkte Fitneß jedes Mitglieds verbessern kann. Bei der Nah-

		Änderung der persönlichen Fitneß des Empfängers	
		+	-
des Gebers	+	kooperativ (mutualistic)	eigennützig (selfish)
	-	altruistisch (altruistic)	boshaft (spiteful)

Abb. 1. Fitneßänderungen.

Dr. Heinz-Ulrich Reyer (geb. 10. Oktober 1945) ist wissenschaftlicher Assistent am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen. Arbeitsgebiet: Beziehungen zwischen sozialem Verhalten und ökologischen Bedingungen, insbesondere bei afrikanischen Königfischern. — Der Beitrag beruht auf einem Vortrag anlässlich des Ethologentreffens 1980 in Noordwijkerhout, Holland. — Wolfgang Wickler zum 50. Geburtstag gewidmet.

Dr. Heinz-Ulrich Reyer, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, 8131 Seewiesen.



Abb. 2. Zwei Schakale können ihre Beute erfolgreicher gegen Geier verteidigen als einer allein. [Photo J. Lamprecht].

Suche zum Beispiel können Individuen in der Gruppe die Beute leichter finden (a), überwältigen (b) und/oder gegen Konkurrenten verteidigen (c). Dafür je ein Beispiel:

a) Eine Kohlmeise (*Parus major*) findet mehr Futter, wenn sie mit drei anderen gemeinsam sucht, als wenn sie allein sucht. Diese Steigerung beruht auf einer erhöhten Wahrscheinlichkeit, daß irgendein Gruppenmitglied etwas findet („viele Augen sehen mehr als zwei“) und auf Informationen, die dann von dem Finder ausgehen. Seine Nahrungsaufnahme lockt die anderen herbei und läßt sie länger in der Nähe und an ähnlichen, erfolgversprechenden Stellen suchen [9].

b) Wenn zwei Hyänen (*Crocota crocuta*) Gnuälber jagen, zieht eine die Angriffe der Mutter auf sich, während die andere das Kalb tötet. Auf diese Weise sind sie viermal so erfolgreich wie eine allein jagende Hyäne, die mit Mutter und Kalb gleichzeitig fertig werden muß [10].

c) In Gebieten mit vielen Raubtieren muß die gerissene Beute gegen zahlreiche intra- und interspezifische Konkurrenten verteidigt werden. In den afrikanischen Savannen zum Beispiel streiten sich Löwen, Hyänen, Wildhunde, Schakale und verschiedene Geierarten um die Beute (Abb. 2). Größere Gruppen sind bei der Verteidigung erfolgreicher als kleinere oder als Einzeltiere [11, 12, 13].

Auch für die Beutetiere, wie Gnu (*Connochaetes taurinus*) und Thomsongazellen (*Gazella thomsoni*), lohnt sich der Zusammenschluß zu Gruppen (Abb. 3). Zwar steigt mit der Anzahl der Tiere in der Regel die Wahrscheinlichkeit, daß ein Räuber die Gruppe findet (Kurve 1 in Abb. 3), aber es sinkt auch die Wahrscheinlichkeit, daß die Beutetiere ihn nicht rechtzeitig genug entdecken, um zu fliehen (Kurve 2), daß der Räuber bei einem eventuellen Gegenangriff der Beute nicht abgeschreckt wird (Kurve 3) oder durch die nach allen Richtungen davonstiebenden Gruppenmitglieder nicht verwirrt wird (Kurve 4). Das Produkt aus diesen Wahrscheinlichkeiten ergibt die Wahrscheinlichkeit, mit welcher der Räu-

ber ein beliebiges Mitglied der Gruppe erbeutet (Kurve 5).

Der Verlauf der Kurven in der Abbildung 3 ist zwar rein hypothetisch, das Ergebnis aber, nämlich verbesserte Überlebenschancen mit zunehmender Gruppengröße, ist für viele Tierarten bestätigt worden [14]. Und die Räuber scheinen ihre Erfolgsaussichten zu kennen. Stichlinge (*Gasterosteus aculeatus*) in Wahlversuchen zum Beispiel griffen Schwärme von mehr als 20 Wasserflöhen (*Daphnia magna*) weniger an als Gruppen von 2 Tieren [15]. Der soziale Zusammenschluß von Beutetieren ist aber nicht nur vorteilhaft, weil die Gruppe weniger und erfolgloser angegriffen wird als Einzeltiere, sondern auch, weil diese ohnehin schon verringerte Gefahr sich noch auf mehrere Individuen verteilt (Kurve 6 in Abb. 3; [16]).

Selbst wenn nicht alle Individuen in gleichem Maße von dem Zusammenschluß profitieren, kann sich ihr Verbleib in der Gruppe lohnen. Ein Beispiel dafür liefert eine in Kenia untersuchte Population von Wasserböcken (*Kobus ellipsiprymnus*). In vielen Revieren halten sich außer einem adulten Männchen und mehreren Weibchen mit ihren Jungen auch ein bis zwei weitere adulte Männchen auf, sogenannte Satelliten. Diese subdominanten Satelliten übernehmen einen Großteil der Reviervertei-

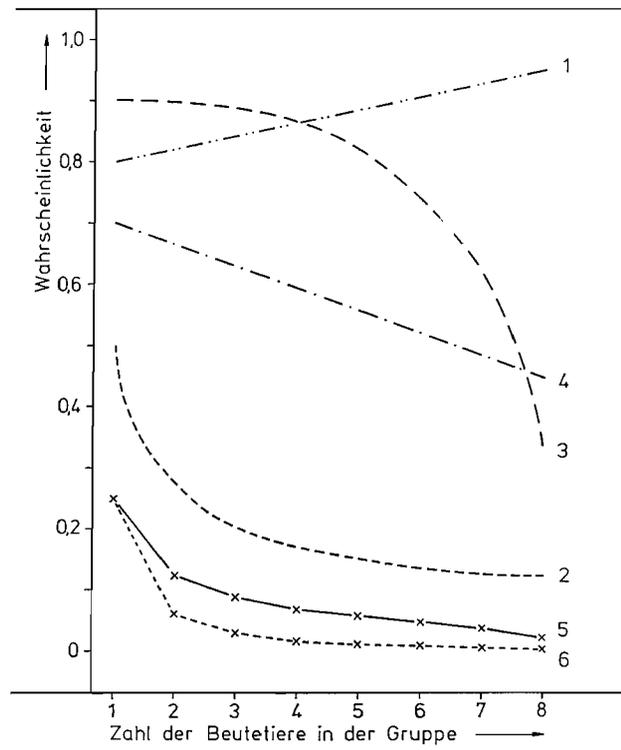


Abb. 3. Einfluß der Gruppengröße auf die Wahrscheinlichkeit, daß Beutetiere von Räubern gefangen werden. Erklärungen im Text. Nach [14], verändert.

digung (= Kosten), kommen aber nur zu 6% der Kopulationen (= Nutzen). Dennoch kopulieren sie häufiger als andere, in Junggesellenherden lebende Männchen und haben wesentlich höhere Aussichten, später das Revier zu übernehmen [17].

Ein weiteres Beispiel bieten Arenen, das heißt Ansammlungen von balzenden Männchen, die von den Weibchen zur Paarung aufgesucht werden. Die Zentren dieser Arenen werden oft von älteren dominanten Männchen besetzt, die den subdominanten Randmännchen nur einen geringen Prozentsatz der Kopulationen übrig lassen. In Arenen von Beifußhühnern (*Centrocercus urophasianus*) führen 5 bis 10% der Männchen über 75% der Kopulationen aus [18]. Dennoch kann die Randmännchen-Strategie erfolgreicher sein als die solitäre Lebensweise, insbesondere dann, wenn die Weibchen zu bestimmten, voraussagbaren Plätzen kommen, wenn sie in ihrer Paarungsbereitschaft so stark synchronisiert sind, daß den dominanten Männchen nicht genügend Zeit bleibt, alle Kopulationen an sich zu reißen, wenn die Randmännchen ihre Position länger halten als die Zentrumsmännchen, wenn sie mit hoher Wahrscheinlichkeit Nachfolger der Zentrumsmännchen werden, oder wenn andere Vorteile des Gruppenlebens (zum Beispiel verbesserter Schutz vor Raubfeinden) hinzukommen [19].

Für die Entscheidung, sozial oder solitär zu leben, ist es also nicht wichtig, den eigenen Erfolg in der Gruppe mit dem anderer Gruppenmitglieder zu vergleichen. Wichtig ist, den eigenen Erfolg in der Gruppe mit dem in der solitären Alternativstrategie zu vergleichen. Das gilt auch für die dominanten Männchen in einer Gruppe. Sie dürfen ihre Dominanz nicht so weit auf Kosten der Subdominanten steigern, daß deren Fitneß unter die von Einzeltieren sinkt. Dann nämlich würden die rangniederen Tiere die Gruppe verlassen und dadurch auch die ranghohen schädigen, sei es, weil eine kleine Arena weniger Geschlechtspartner anlockt [20, 21], sei es, weil (wie bei Wasserböcken) die Dominanten dann ihre Reviere allein verteidigen müßten. Auf diese Weise kann man viele Erscheinungen von Toleranz und Zugeständnissen im Tierreich deuten.

Paarungsstrategien. Als Zugeständnisse in diesem Sinne muß man auch werten, daß bei vielen Tierarten die Partner eines Paares monogam sind und/oder gemeinsam ihre Jungen aufziehen. Zugeständnis deshalb, weil nach der Befruchtung und Eiablage einer auch desertieren und weitere Fortpflanzungspartner suchen könnte. Solche Polygamie würde sich umso mehr lohnen, je geringer die Kosten des Desertierens (= Verlust an schon gezeugten Jungen) im Vergleich zum Nutzen neuer Verpaarungen (= Gewinn an zusätzlichen Jungen) ausfallen [22, 23]. Die Kosten des Desertierens sind um so geringer, je

weniger das Überleben der Jungen von intensiver Brutpflege abhängt. Folgerichtig ist Polygamie zum Beispiel bei Vogelarten mit nestflüchtenden Jungen verbreiteter als bei Arten mit nesthockenden Jungen. Und da der Partner weniger zu verlieren hat, dessen Investition seinen zukünftigen Fortpflanzungserfolg weniger beeinträchtigt, sollten vor allem die Männchen zur Polygamie neigen. Die Produktion von Spermien belastet den Organismus kaum und verringert die zukünftigen Fortpflanzungsaussichten der Männchen daher weniger als die energetisch aufwendige Herstellung von Eiern und Embryonen die zukünftigen Aussichten der Weibchen verringert [24].

Die Weibchen zahlreicher Arten scheinen diese Asymmetrie dadurch auszugleichen, daß sie Vorleistungen wie zum Beispiel lange Balz, Feinabstimmung im Duettieren, Bau von Bruthöhlen oder Nestern, Herbeischaffen von Nahrung usw. von den Männchen verlangen, bevor sie sich mit ihnen verpaaren [2, 25, 26]. Damit erhöhen sie die Investitionen der Männchen und verringern den Nutzen neuer Verpaarungen, die ja zunächst wieder solche Vorleistungen erfordern würden. Bei anderen Arten, zum Beispiel bei der Harlekingarnele (*Hymenocera picta*) ist der Nutzen neuer Verpaarungen deshalb gering, weil herumstreifende Männchen erstens wenig Aussichten haben, freie, paarungsbereite Weibchen anzutreffen und zweitens Gefahr laufen, die nächste, nur wenige Stunden dauernde Paarungsbereitschaft ihrer verlassenen Weibchen zu verpassen [27].

Evolutions-stabile Strategien. Für die Entscheidung zwischen zwei Alternativstrategien (sozial oder solitär, monogam oder polygam usw.) ist auch wichtig, wie viele andere Individuen die jeweiligen Strategien verfolgen. Bei Erdkröten (*Bufo bufo*) zum Beispiel suchen einige Männchen an den Laichplätzen nach Weibchen, andere versuchen, die Weibchen auf dem Weg zu diesen Laichplätzen abzufangen („Wegelagerer“). Falls alle Männchen am Laichplatz suchen, kommt es zu großer Konkurrenz, und die ersten Männchen, die Wegelagerer werden, haben einen Vorteil. Je mehr aber ihrem Beispiel folgen, desto größer wird die Konkurrenz unter den Wegelagerern, bis es sich wieder lohnt, zum Laichplatz auszuweichen. Bei einem bestimmten Zahlenverhältnis von Wegelagerern und am Laichplatz suchenden Männchen sollte der Paarungserfolg für alle etwa gleich sein. Tatsächlich konnte N. Davies [106] mit dieser Annahme die Zahl der Erdkröten voraussagen, die diese beiden Strategien verfolgen.

Ein solches Gemisch aus verschiedenen Strategien kann verschiedene Ursachen haben:

1. Alle Mitglieder einer Population haben die Fähigkeit zu verschiedenen Strategien A und B und

setzen die eine mit der Häufigkeit p , die andere mit $1-p$ ein. Dieser Fall scheint im Paarungssystem der Dungfliegen (*Scatophaga stercocaria*), bei nest-suchenden Grabwespen (*Sphex ichneumoneus*) und bei den oben genannten Erdkröten vorzuliegen [28, 29].

2. Die Population ist genetisch polymorph, so daß einige Individuen immer Strategie A, andere immer B verfolgen. Dieser Fall liegt wahrscheinlich in Arenen von Kampfäulern (*Philomachus pugnax*) vor, bei denen sich territoriale Männchen und Satelliten-Männchen auch in der Farbe ihrer Halsfedern unterscheiden [20].

Ein solches Nebeneinander von zwei Strategien in bestimmter relativer Häufigkeit nennt man eine evolutions-stabile Mischstrategie (engl. mixed e. s. s.), wenn a) beide Strategien die gleiche Fitneß bewirken und b) jedes Tier einen Nachteil hat, das durch Wechseln von einer Strategie zur anderen diese relativen Häufigkeiten verschiebt [30–34]. Bedingung a) ist aus methodischen Gründen schwer nachzuweisen, denn statistische Tests enthüllen Unterschiede, nicht Gleichheiten. Der Nachweis, daß Bedingung b) erfüllt ist, könnte zum Beispiel erfordern, das Zahlenverhältnis zwischen den Strategien experimentell zu verändern und den dann resultierenden Nutzen der beiden Strategien aus den neuen Zahlenverhältnissen vorauszusagen [35]. Wegen solcher Schwierigkeiten sind eindeutige Beispiele für gemischtes ESS bis heute selten. Viele Fälle, die man so deuten könnte, lassen sich nicht von bedingten Strategien unterscheiden (engl. pure conditional strategy). Bedingte Strategien liegen vor, wenn alle Individuen dem gleichen Verhaltensprogramm folgen, das für verschiedene Situationen verschiedene Strategien diktiert. Ein solches Programm könnte zum Beispiel die Anweisung geben: Wenn du ein erwachsenes Männchen bist, versuche, einen Harem zu erobern; wenn du ein junges Männchen bist, versuche, ein Weibchen zu entführen. (Begründung: weil du ohnehin keine Aussicht hast, mit älteren erfolgreich zu konkurrieren.) In solchen Fällen ist oft eine Strategie der anderen unterlegen und kann nur als die beste der möglichen Alternativen angesehen werden [34].

Kooperatives Verhalten. In den bisher geschilderten sozialen Zusammenschlüssen lassen sich zwei Arten von Beziehungen zwischen den Gruppenmitgliedern unterscheiden:

1. Beziehungen, bei denen Geber und Empfänger der Hilfe gleichzeitig profitieren, weil jeder gleichzeitig Geber und Empfänger ist. Das gilt für die jagenden Hyänen, die Antilopen in einer Herde und für die Wasserflöhe im Schwarm.

2. Beziehungen mit einer möglichen Zeitverzögerung zwischen den Kosten, die ein Individuum für andere aufwendet und dem Nutzen, den dieses Indi-

viduum erst später hat. Das könnte zum Beispiel für die Satelliten-Männchen bei Wasserböcken gelten, die eventuell erst längere Zeit fremde Reviere verteidigen müssen, bevor sie zu ihrer ersten Kopulation kommen oder gar die Reviere übernehmen können. Das gilt ebenso für die Vogelmannchen, die vor der Paarung Zeit und Energie investieren müssen.

Im ersten Fall, dem gleichzeitigen Nutzen, haben wir es mit kooperativem Verhalten im engeren Sinne zu tun, im zweiten Fall, dem verzögerten Nutzen, scheinbar mit Altruismus (Abb. 1). Dabei ist Altruismus definiert als jedes Verhalten, von dem ein oder mehrere Empfänger auf Kosten des Handelnden profitieren [1, 8]. Diese soziobiologische Definition stimmt zwar mit dem überein, was wir in der Umgangssprache unter altruistischem Verhalten verstehen, die tatsächlichen Zusammenhänge werden jedoch durch Begriffe wie Altruismus oder Altruist eher verschleiert. Denn den Satelliten bei Wasserböcken zum Beispiel mögen zwar kurzfristige Kosten entstehen, die über jene hinausgehen, welche die Tiere ohnehin hätten, aber auf lange Sicht fördert dieser Aufwand die Ausbreitung ihrer eigenen Gene, ist also kooperativ oder eigennützig (Abb. 1).

Reziproker Altruismus. Solange das für jedes Individuum in einer Gruppe gilt, wird sich das sogenannte altruistische Verhalten durchsetzen, auch unter nicht verwandten Tieren. Eine Möglichkeit dafür wäre, daß jedes Gruppenmitglied gelegentlich etwas für die anderen aufwendet und gelegentlich von den anderen profitiert, wobei der Gesamtnutzen höher sein muß als die Gesamtkosten. Solchen reziproken Altruismus [36] scheint es bei Anubispavianen (*Papio anubis*) zu geben. Zwei nicht verwandte Männchen arbeiten gelegentlich zusammen, um einem dritten Männchen sein Weibchen zu entführen. Während einer der beiden Kumpane den Rivalen in einen Kampf verwickelt, kopuliert der andere mit dem Weibchen. Bei einer späteren Gelegenheit tauschen sie die Rollen [37]. Eine solche, auf reziprokem Altruismus beruhende Zusammenarbeit kann nur entstehen und erhalten bleiben, wenn sie gegen Unterwanderung von Betrügern gesichert ist, das heißt gegen Individuen, die zwar profitieren, aber später nicht zurückzahlen. Eine Möglichkeit, Betrug auszuschalten, besteht darin, altruistische Handlungen nur auf solche Individuen zu richten, von denen man weiß, daß sie zurückzahlen werden. Das setzt individuelles Kennen voraus und das wiederum kleine, über längeren Zeitraum stabile Gruppen. Diese Voraussetzung erfüllen viele Affenarten und soziale Carnivoren wie Wölfe (*Canis lupus*) und Wildhunde (*Lycaon pictus*). Der regelmäßige Austausch von Futter bei diesen Arten stellt von der Erscheinung her reziproken Altruismus dar. Allerdings sind die Angehörigen dieser Gruppen auch

meist eng miteinander verwandt. Die Entstehung dieses Verhaltens könnte daher auch auf Verwandten-Selektion beruhen, eine Alternativ-Erklärung, die nur dann ausgeschlossen werden kann, wenn man, wie bei den Anubis-Männchen, enge Verwandtschaft ausschließen kann.

Die überzeugendsten Beispiele für reziproken Altruismus sollte man deshalb dort erwarten, wo eine enge genetische Verwandtschaft zwischen den Beteiligten von vornherein unmöglich ist: in den Symbiosen zwischen verschiedenen Arten. In diesem Zusammenhang werden oft die Rufe genannt, mit denen Vögel nicht nur verwandte und nicht verwandte Artgenossen, sondern auch Angehörige anderer Arten vor Raubfeinden warnen. Das Beispiel ist aber keines für reziproken Altruismus. Diese Alarmrufe sind nämlich ungerichtet und werden von einer in der Zusammensetzung wechselnden Population empfangen. Dadurch besteht keine Möglichkeit, Betrüger zu erkennen und zu benachteiligen [36, 38]. Ein solches Warnsystem kann unter nicht verwandten Tieren nur dann entstehen, wenn sich der Betrüger (das heißt der, der nicht warnt) selbst schadet. Das ist zum Beispiel dann der Fall, wenn die Fitneß jedes Mitglieds der Population mit steigender Zahl der Betrüger in der Population sinkt [39].

In allen bisher geschilderten Fällen profitiert jedes Gruppenmitglied von dem Zusammenschluß in Hinblick auf seine direkte Fitneß. Mathematisch ausgedrückt: Die Differenz zwischen der Nachkommenzahl n_{AG} des Individuums A in der Gruppe G und der Nachkommenzahl n_A , die A außerhalb der Gruppe hätte, ergibt einen positiven Wert ΔN_A . Das gleiche gilt für die Nachkommenbilanz der anderen Gruppenmitglieder, die in Anwesenheit von A höher ist als ohne A:

$$\Delta N_A = n_{AG} - n_A > 0 \quad (1a)$$

$$\Delta N_G = n_{GA} - n_G > 0 \quad (1b)$$

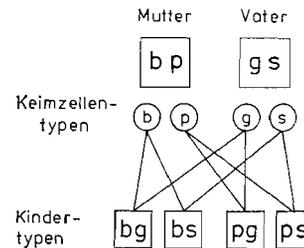
Soziale Strategien, die diesen Bedingungen gerecht werden, können also durch Individual-Selektion erklärt werden, das heißt durch verbesserte Fortpflanzungschancen von sozialen gegenüber solitären Individuen.

Indirekte Fitneß und Verwandten-Selektion

Diese Erklärung durch Individual-Selektion reicht aber nicht mehr aus, wenn die Kosten an direkter Fitneß eines Individuums in der Gruppe größer werden als der Fitneßgewinn. Das ist im Extrem dann der Fall, wenn innerhalb der Gruppe einige Mitglieder zugunsten von anderen völlig auf die Fortpflanzung verzichten. In solchen Situationen würde

$\Delta N_A < 0$. Ein solcher, vom Individuum her gesehen, echter Altruismus (Abb. 1) kann nur entstehen, wenn in der Gruppe eine zusätzliche Komponente wirkt, welche die Gesamtfitneß-Änderung wieder positiv werden läßt. Das kann in Gruppen von verwandten Individuen die Verwandten-Komponente, die indirekte Fitneß sein. Ein Individuum in einer Gruppe von Verwandten beeinflusst die Ausbreitungsrate seiner Gene ja nicht nur durch Investition in eigene Nachkommen, sondern auch durch Investition in andere Gruppenmitglieder, die mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit auch Kopien seiner Allele, das heißt seiner Genzustände tragen. Diese Wahrscheinlichkeit definiert ja gerade die Verwandtschaft: Der Verwandtschaftskoeffizient r kennzeichnet die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Individuum in einem anderen am gleichen Chromosomenort (Locus) ein Allel gleicher Herkunft erwarten kann. Gleicher Herkunft bedeutet, daß die beiden Allele Kopien eines einzigen Allels in einer früheren Generation sind, zum Beispiel Kopien der Elternallele in den Geschwistern (Abb. 4).

Mathematisch ausgedrückt ist die Änderung der Gesamtfitneß (ΔGF_A) des Individuums A nichts anderes als eine Addition der Nachkommenzahlen von A und aller anderen Gruppenmitglieder G, multipliziert mit den Wahrscheinlichkeiten, daß A ein bestimmtes Allel in seinen eigenen Nachkommen



Mögliche Verwandtschaften (r_i) zwischen den Kindertypen

	bg	bs	pg	ps
bg	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0
bs	$\frac{1}{2}$	1	0	$\frac{1}{2}$
pg	$\frac{1}{2}$	0	1	$\frac{1}{2}$
ps	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1

$$r = \frac{\text{Summe der } r_i}{\text{Anzahl der Felder}} = \frac{8}{16} = \frac{1}{2}$$

Abb. 4. Tatsächliche (r_i) und mittlere Verwandtschaftsgrade (r) zwischen Vollgeschwistern bezüglich der Allele b, g, p und s bei diploiden Organismen. Aus [3].

findet (r_A) beziehungsweise in seinen Verwandten (r_{AG}):

$$\Delta GF_A = \Delta N_A \cdot r_A + \Delta N_G \cdot r_{AG} \quad (2a)$$

Entsprechend gilt für die verwandten Gruppenmitglieder:

$$\Delta GF_G = \Delta N_G \cdot r_G + \Delta N_A \cdot r_{GA} \quad (2b)$$

Solange der Gewinn an indirekter Fitneß ($\Delta N_G \cdot r_{AG}$) für Individuum A größer ist als der Verlust an direkter Fitneß ($\Delta N_A \cdot r_A$), ist die Änderung der Gesamtfitneß (ΔGF_A) positiv, und altruistisches Verhalten wird sich unter den Verwandten durchsetzen. Wann ist das der Fall?

Nutzen-Kosten-Asymmetrie ($\Delta N_G > \Delta N_A$, $r_A = r_{AG}$). Angenommen, der Verwandtschafts-Koeffizient zu den Gruppenmitgliedern ist gleich dem zu den eigenen Kindern, dann entwickelt sich Altruismus solange, wie die gewonnenen Nachkommenzahlen für die Verwandten größer sind als die, welche der Altruist selber einbüßt. Diese Situation kann zum Beispiel entstehen, wenn der Altruist mit seinem Verhalten mehreren Verwandten gleichzeitig nützt. Dieses Ausstreuen eines Nutzens auf viele Verwandte spielt wahrscheinlich bei den Alarmrufen von in Familiengruppen lebenden Erdhörnchen (*Spermophilus beldingi*) eine Rolle [40]. Bei diesen Alarmrufen mag ferner hinzukommen, daß die Kosten für den Rufer nicht sehr hoch sind, eine Annahme, die vermutlich auch für Signale zutrifft, mit denen ein Gruppenmitglied den anderen die Lage von Futterplätzen mitteilt. Interessanterweise werden solche Signale bei Schimpansen, *Macaca silenus* und Geiern nur dann gesendet, wenn das Nahrungsvorkommen reich ist, die Kosten des Teilens also gering sind [41, 42].

Ein günstiges Nutzen-Kosten-Verhältnis dürfte auch die Hauptursache für die gemeinsame Jungenaufzucht sein, für die Existenz von Brutpflegehelfern. Solche Helfer kennt man vor allem bei Vögeln

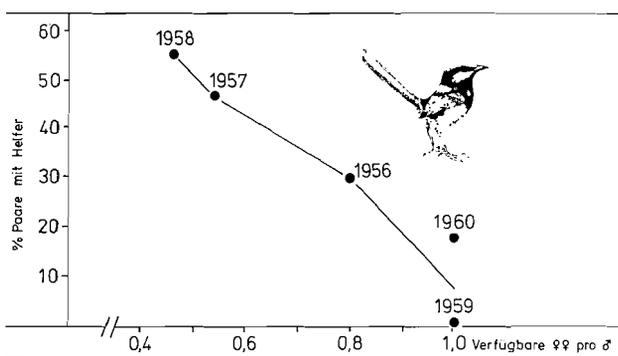


Abb. 5. Beim Blauen Staffelschwanz (*Malurus cyaneus*) ist die Tendenz der Männchen, anderen Paaren bei der Jungenaufzucht zu helfen, in Jahren mit vielen Weibchen geringer als in Jahren mit wenigen Weibchen. Nach [45], verändert.

[43—49], aber auch bei Fischen [50] und sozialen Carnivoren wie Wildhunden, Füchsen und Zwergmangusten (*Helogale parvula*) [51—54]. Das günstige Nutzen-Kosten-Verhältnis bei dieser gemeinsamen Jungenaufzucht (engl. communal breeding) kommt oft dadurch zustande, daß einerseits der Nutzen groß ist, weil durch die Beteiligung der Helfer ein höherer Fortpflanzungserfolg erzielt wird als ohne sie [45, 52, 55]. Andererseits sind die Kosten für die Helfer gering, weil ihnen die Alternative, sich selbst fortzupflanzen, gar nicht offen steht; zum Beispiel weil in einer Umwelt am Rande ihrer Kapazität (engl. carrying capacity) keine freien Reviere mehr vorhanden sind [43, 44, 56] oder weil wegen Weibchenmangel nicht alle Männchen einen Geschlechtspartner bekommen können [45, 55, 57]. Beim Blauen Staffelschwanz (*Malurus cyaneus*), einem australischen Verwandten unserer Grasmücken, ist die Tendenz der Männchen, in andere Junge zu investieren, umso geringer, je höher die Zahl der zur Verfügung stehenden Weibchen ist (Abb. 5; [58]). Eine solche Verschiebung im Nutzen-Kosten-Verhältnis kann auch altersabhängig sein, und Individuen sollten auf dem Höhepunkt ihres Reproduktionswertes weniger altruistisch sein als davor und danach [59].

Verwandtschafts-Asymmetrie ($\Delta N_G = \Delta N_A$, $r_A < r_{AG}$). Angenommen, ein Individuum A könnte durch eigene Fortpflanzung und durch Investition in Verwandte gleich viele zusätzliche Nachkommen erzeugen, dann wäre der Gewinn an indirekter Fitneß solange größer als der Verlust an direkter Fitneß, wie der Verwandtschaftsgrad r_{AG} zu den Verwandten größer ist als der zu den eigenen Kindern r_A . Das ist bei den sozialen Hymenopteren der Fall, bei denen aus unbefruchteten Eiern haploide Männchen, aus befruchteten diploide Weibchen hervorgehen. Daher sind Weibchen mit ihren Töchtern und Söhnen je $1/2$ verwandt, mit ihren Schwestern aber $3/4$, mit ihren Brüdern dagegen nur $1/4$ (Abb. 6), vorausgesetzt, die Geschwister stammen von den gleichen Eltern. Diese ungewöhnlichen Geschlechtsverhältnisse prädestinieren die Hymenopteren-Weibchen dazu, in fortpflanzungsfähige Schwestern statt in eigene Kinder zu investieren. Und genau das tun die sterilen Arbeiterinnen beispielsweise bei Bienen und Ameisen [60].

Es wäre aber sicher zu einfach, die Evolution dieser sterilen Kasten allein auf die Verwandtschaftsverhältnisse zurückführen zu wollen. Die Voraussetzung nämlich, daß die Geschwister von den gleichen Eltern stammen, ist bei vielen sozialen Hymenopteren gar nicht erfüllt, weil die Königinnen sich mit mehreren Männchen paaren. Darüber hinaus gibt es auch haplodiploide Hymenopteren, die solitär leben. Und umgekehrt gibt es sterile Arbeiterinnen bei Termiten, obwohl beide Geschlechter diploid

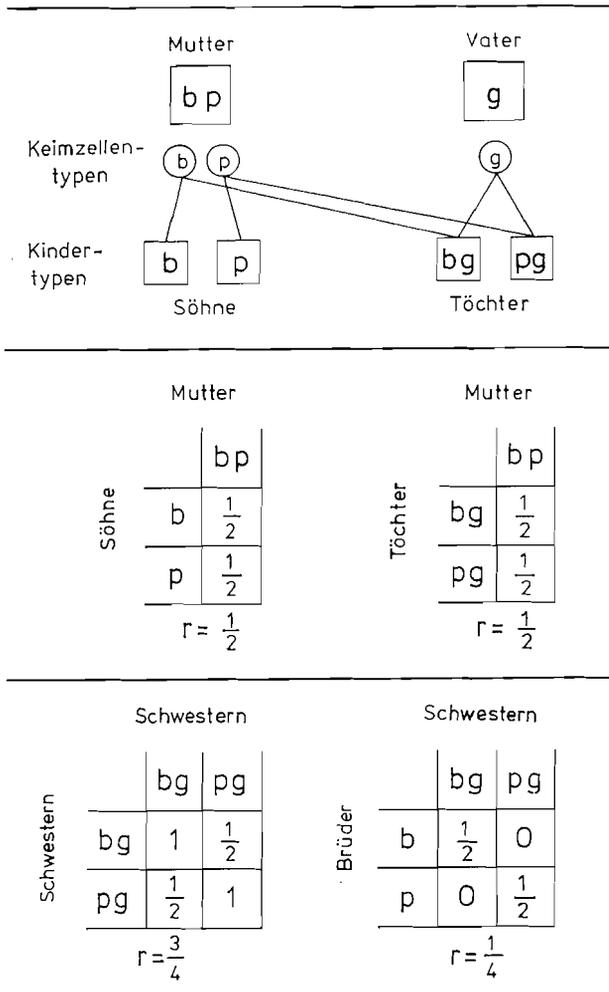


Abb. 6. Tatsächliche und mittlere Verwandtschaftsgrade (r) von Hymenopteren-Weibchen mit ihren Kindern und Vollgeschwistern. Nach [3] verändert.

sind. Man muß also zusätzlich unterschiedliche Nutzen-Kosten-Verhältnisse annehmen [61—64].

Die oben für Hymenopteren genannten Verwandtschaftskoeffizienten kann es auch bei diploiden Organismen geben, und zwar bezüglich jener Gene, die auf den Geschlechtschromosomen liegen. Homogametische XX-Tiere (Weibchen bei Säugern) sind mit ihren XX-Kindern $\frac{1}{2}$ verwandt, XX-Kinder untereinander aber $\frac{3}{4}$ und mit ihren heterogametischen XY-Geschwistern (Männchen bei Säugern) nur $\frac{1}{4}$ [65]. Bezüglich des Y-Chromosoms ist die Verwandtschaft zwischen XY-Geschwistern sogar 1, die zu XX-Geschwistern 0 [66]. Inwieweit diese Verhältnisse für die Evolution von Altruismus eine Rolle spielen, hängt von der Wahrscheinlichkeit ab, mit der die verantwortlichen Gene auf den Geschlechtschromosomen liegen, eine Wahrscheinlichkeit, die zumindest für das Y-Chromosom sehr gering sein dürfte.

Wichtiger sind wohl schon jene Fälle, in denen der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zu den mit einem Partner gezeugten Kindern nicht, wie üblich, $\frac{1}{2}$ ist, sondern kleiner. Das trifft für ein Männchen dann zu, wenn sein Weibchen mit mehreren Männchen kopuliert. Bei zwei zusätzlichen Männchen kann schon ein $r = 0,17$ entstehen. Stellt sich einem solchen Männchen die Alternative, in Voll- oder Halbgeschwister mit einem $r = 0,5$ oder $0,25$ zu investieren, sollte es das tun. Solche Verhältnisse liegen möglicherweise beim Weißstirnspeint (*Merops bulcockoides*) vor, einem afrikanischen Bienenfresser, der in Kolonien brütet [45].

Umgekehrt kann in ingezüchteten Gruppen der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zu den anderen Gruppenmitgliedern größer sein als der zu den eigenen Kindern, die man mit einem Fremden außerhalb der Gruppe zeugen würde. Es wäre aber ein Mißverständnis, deshalb generell unter Tieren eine hohe Tendenz zur Inzucht zu erwarten. Ein Weibchen, das sich mit seinem Bruder verpaart, bringt zwar Kinder mit einem $r = \frac{3}{4}$ zur Welt, aber es zieht auch den Bruder aus dem Verkehr, zumindest bei monogamen Paarungssystemen. Hätten sich dagegen beide mit Fremden verpaart, wären dem Weibchen Kinder mit $r = \frac{1}{2}$ und Nichten und Neffen mit $r = \frac{1}{4}$ entstanden, was ebenfalls auf $\frac{3}{4}$ hinausläuft [67]. Berücksichtigt man nun noch, daß Inzucht zu vielfältigen Schäden führen und den Fortpflanzungswert der ingezüchteten Kinder verringern kann [68, 69], so entscheidet die Nutzen-Kosten-Asymmetrie zugunsten einer Verpaarung mit Fremden.

Es wird gelegentlich argumentiert, diese Unterschiede in der Verwandtschaft spielten gar keine Rolle, denn in Wirklichkeit hätten Individuen, die von Soziobiologen als nicht verwandt angesehen würden, 99% aller Gene gemeinsam [70]; man müsse nach der Verwandten-Selektions-Theorie also universellen Altruismus gegenüber allen Artgenossen erwarten. Das aber stimmt nicht. Erstens geht es nicht um den Prozentsatz an Gemeinsamkeit in irgendwelchen Genen, sondern um die Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmtes Gen, das für Altruismus, durch gemeinsame Herkunft in den beteiligten Individuen vorkommt. Und zweitens führt gleiche Investition in alle auch zu gleichem Nutzen für alle. Dadurch bleiben die relativen Genhäufigkeiten unverändert; es findet keine Evolution statt. In einer solchen Population würden sich jene Altruisten durchsetzen, die bevorzugt in Verwandte investieren [35, 67].

Die Berechtigung, mit Verwandtschaftsgraden von $r = \frac{1}{2}$ zu Kindern und Vollgeschwistern oder von $r = \frac{1}{4}$ zu Nichten, Neffen und Halbgeschwistern auch dann zu rechnen, wenn bereits ein hoher Prozentsatz der Population das Allel hat, kann man

vielleicht folgendermaßen veranschaulichen: In einer Population von eigennützig handelnden Tieren tritt plötzlich ein seltenes altruistisches Allel auf, sei es durch Mutation, sei es durch Zuwanderung eines Altruisten. Ein solches Allel wird sich nur dann durchsetzen, wenn es seinen Träger veranlaßt, sich entsprechend den zu diesem Zeitpunkt vorliegenden Verwandtschaftsverhältnissen zu verhalten, wenn es ihm also zum Beispiel die Anweisung gibt: Ziehe mindestens doppelt so viele Halbgeschwister wie eigene Kinder groß. Wenn sich das Allel aber im Laufe der Evolution ausbreitet, steigt die Wahrscheinlichkeit, daß sich Individuen miteinander verpaaren, die beide das Allel haben. Dadurch steigen alle durchschnittlichen Verwandtschaftsgrade, während die Unterschiede zwischen ihnen geringer werden. Die r -Werte zu Kindern und Vollgeschwistern beziehungsweise Nichten, Neffen und Halbgeschwistern lauten dann nicht mehr 0,5 beziehungsweise 0,25, sondern zum Beispiel 0,8 und 0,6. Damit verschiebt sich auch das Nutzen-Kosten-Verhältnis. Für die weitere Ausbreitung des Allels würde jetzt schon die Anweisung genügen: Ziehe mindestens 4 Halbgeschwister statt 3 eigene Kinder auf. Aber das Allel kann kein anderes Verhaltensprogramm steuern als das, mit dem es sich durchgesetzt hat, als es noch selten war.

Erkennen von Verwandtschaft. Aber wird denn tatsächlich bevorzugt in nahe Verwandte investiert? Und woher wissen die Altruisten, wer verwandt ist und wer nicht? Zuerst zur zweiten Frage: Ein Wissen, wer verwandt ist und wer nicht, ist gar nicht erforderlich. Jeder Mechanismus, der gewährleistet, daß nahe Verwandte mehr vom Altruismus profitieren als entfernte oder gar nicht verwandte, reicht aus. Ein solcher Mechanismus könnte zum Beispiel bei seßhaften Tieren die Anweisung geben: Hilf nur solchen, die in deiner Nähe sind. Oder (um Dawkins berühmtes, weil unwahrscheinliches Beispiel zu nehmen): Hilf allen, die wie du einen grünen Bart haben. Solche Mechanismen würden dann die indirekte Fitneß verbessern, wenn eine Korrelation zwischen Altruismus und jenen Merkmalen bestünde, nach denen der Altruist entscheidet, wem er hilft, wenn also Nachbarn mit hoher Wahrscheinlichkeit Verwandte sind oder wenn das Gen für Altruismus einen pleiotropen Effekt auf ein Körpermerkmal wie „grünen Bart“ hat. Tatsächlich weiß man von verschiedenen Arten, daß Verwandte (zum Teil genetisch bedingt) ähnlicher aussehen, klingen oder riechen als nicht verwandte Individuen [71, 72, 73]. Es gibt zwar bisher kaum Beispiele, daß Individuen diese Signale ihrer Verwandten auch angeborenermaßen erkennen [64, 74, 75, 76]. Aber es verbessert natürlich auch ein Mechanismus die indirekte Fitneß, der aufgrund von Prägung oder Lernprozessen in der Jugend zu einem Erkennen von Familien-

mitgliedern führt, ob sie nun einander ähneln oder nicht. Dieser Mechanismus scheint bei einer Vielzahl von sozialen Tierarten vorzuliegen.

Die meisten dieser Arten bestätigen, daß tatsächlich bevorzugt in nahe Verwandte investiert wird. Zum Beispiel warnen weibliche Erdhörnchen (*Spermophilus beldingi*) häufiger vor Raubfeinden, wenn sie in einer Gruppe von Verwandten leben, als wenn sie in eine neue, fremde Gruppe eingewandert sind [40]. Bei Tasmanischen Sumpfhühnern (*Tribonyx mortierii*), Truthähnen, Baumhopfen (*Phoeniculus purpureus*), Löwen, Languren (*Presbytis entellus*) und anderen Arten arbeiten oft Brüder oder Halbbrüder zusammen, um Weibchen oder Reviere zu erobern [77–81].

Es besteht also eine Korrelation zwischen dem Grad des Altruismus und dem Grad der Verwandtschaft. Aber ist das ein Beweis für Verwandten-Selektion? Es könnte doch auch sein, daß Individual-Selektion den Zusammenschluß zu kleinen stabilen Gruppen fördert, in denen sekundär ein hoher Verwandtschafts-Koeffizient entsteht, weil Prozesse wie Inzucht, Verbleib der Jungen in der Gruppe u. a. einer zufälligen Genverteilung entgegenwirken. Nach dieser Überlegung wären nicht Verwandtenbevorzugung und Verwandten-Selektion die Ursachen für den Altruismus, sondern umgekehrt, der durch Individual-Selektion geförderte Zusammenschluß wäre die Ursache für Verwandtenbevorzugung. Gibt es eine Möglichkeit, zwischen diesen beiden Erklärungen zu unterscheiden?

Eine erste Antwort kann der Vergleich von Arten liefern, die in ihrem Sozialverhalten verschieden weit entwickelt sind. Sie stellen gewissermaßen Modelle dar, wie die Evolution möglicherweise gelaufen ist. Ein Vergleich der über Spinnen, Insekten, Vögel und Säuger vorliegenden Literatur führt zu folgendem Schluß [42]: Altruistisches Verhalten mit geringen Kosten, wie zum Beispiel das Signalisieren von Gefahr oder Futterplätzen, hat sich sowohl in Gruppen entwickelt, die aus verwandten Individuen bestehen, als auch in Gruppen, die aus dem Zusammenschluß von nicht verwandten Tieren hervorgegangen sind. Altruismus mit hohen Kosten aber, wie zum Beispiel die zeitlich begrenzte oder völlige Aufgabe der eigenen Fortpflanzung, ist nur in Familiengruppen entstanden. Danach scheint für diesen Altruismus ein hoher Verwandtschaftsgrad Voraussetzung zu sein und nicht Folge. Dafür spricht auch, daß bei Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) die sozialen Gruppen zerfallen, wenn der durchschnittliche Verwandtschaftskoeffizient unter $1/32$ sinkt [82].

Das vielleicht erstaunlichste Beispiel einer Korrelation zwischen Verwandtschaft und Altruismus beschreiben Trivers und Hare [83]: Entsprechend dem Verwandtschaftsverhältnis von $3/4$ zu Schwestern und $1/4$ zu Brüdern investieren Ameisenarbeiterin-

nen dreimal so viel in Schwestern wie in Bruder. Das daraus entstehende Geschlechterverhaltnis von 3 Weibchen zu 1 Mannchen wurde bei 21 untersuchten Arten gefunden. Die Puppen zweier dieser Arten werden gelegentlich von anderen Arten geraubt und mussen nach dem Schlupfen als Sklaven im fremden Staat Junge aufziehen, zu denen sie, gleich ob Mannchen oder Weibchen, ein $r = 0$ haben. Unter diesen Bedingungen investieren die Arbeiterinnen nicht, wie im eigenen Staat, im Verhaltnis 3 : 1, sondern im Verhaltnis von annahernd 1 : 1. Das stutzt die Aussage der Verwandten-Selektions-Theorie, selbst wenn Einzelheiten der Berechnungen und Aussagen von Trivers und Hare kritisiert und anders interpretiert werden konnen [84].

Relative Fitne-Anteile. Eine bevorzugte Investition in nahe Verwandte bedeutet allerdings nicht, da *nur* verbesserte indirekte Fitne und Verwandten-Selektion fur die Evolution dieses Verhaltens verantwortlich sind. Im Gegensatz zu den sozialen Hymenopteren konnen die Angehorigen vieler Tierarten ihre Gesamtfitne durch Investition in eigene Nachkommen *und* Verwandte verbessern. Zum Beispiel ziehen viele Helfer bei Vogeln in den ersten Jahren Geschwister auf und bruten spater selbst. Die Frage sollte daher nicht lauten: Individual- oder Verwandten-Selektion?, sondern: Zu welchen Anteilen sind direkte und indirekte Fitne verantwortlich? Theoretisch ist so etwas leicht zu berechnen. Man mu nur den Anteil der Gesamtfitne, der auf die Investition in Verwandte zuruckgeht ($\Delta N_G \cdot r_{AG}$) durch die Gesamtfitne ΔGF_A teilen, um einen Faktor F_V zu erhalten, der die relative Bedeutung der Verwandten-Selektion ausdrockt:

$$F_V = \frac{\Delta N_G \cdot r_{AG}}{\Delta N_A \cdot r_A + \Delta N_G \cdot r_{AG}} = \frac{\Delta V}{\Delta I + \Delta V} \quad (3)$$

Zieht zum Beispiel ein Tier A in der Gruppe ein eigenes Junges mehr auf, als es allein aufziehen konnte und verhilft auerdem anderen Gruppenmitgliedern zu insgesamt sechs mehr Nachkommen, mit denen es jeweils $1/4$ verwandt ist, so resultiert aus Formel 3:

$$F_V = \frac{6 \cdot 1/4}{1 \cdot 1/2 + 6 \cdot 1/4} = 0,75$$

Der F_V -Wert von 0,75 besagt, da der auf dem Gruppenleben beruhende Gesamtfitne-Gewinn von $\Delta GF_A = 2$ zu 75% auf verbesserte indirekte Fitne und zu 25% auf verbesserte direkte Fitne zuruckgeht. Hat A hingegen in der Gruppe weniger Junge, als es bei solitarer Lebensweise hatte, opfert es also direkte Fitne zugunsten von Verwandten, so ergeben sich bei sonst gleichen Verhaltnissen F_V -Werte, die groer als 1 sind. Bei $\Delta N_A = -1$

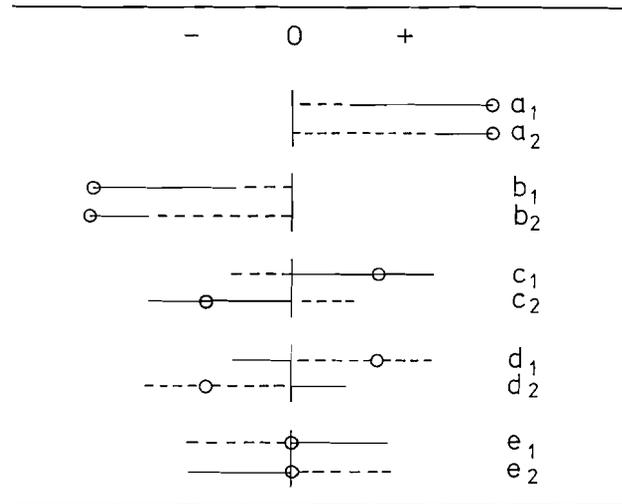


Abb. 7. nderungen von direkter Fitness ΔI (---), indirekter Fitness ΔV (—) und Gesamtfitness ΔGF_A (o) des Individuums A in einer Gruppe von Verwandten G (vgl. Formeln 2a, b und Formel 3). In den Zeilen a₁, b₁, c₁, c₂ ist der absolute Wert von ΔI jeweils kleiner als der von ΔV , in a₂, b₂, d₁, d₂ ist es umgekehrt. — a und b: $0 \leq F_V \leq 1$. ΔI und ΔV verandern ΔGF_A in derselben Richtung. F_V beschreibt den relativen Anteil von ΔV an dieser anderung. — c: $F_V > 1$: Verwandtenselektion, wenn $\Delta GF_A > 0$ (c₁) Gruppenselektion, wenn $\Delta GF_A < 0$ und $GF_G < 0$. — d: $F_V < 0$: Individual-Selektion, wenn $\Delta GF_A > 0$ (d₁) Manipulation von A durch G, wenn $\Delta GF_A < 0$ und $\Delta GF_G > 0$ (d₂). — e: Fur $\Delta GF_A = 0$ ist der F_V -Wert nicht definiert (e₁, e₂).

zum Beispiel ist $F_V = 1,5$. Verschiedene denkbare Kombinationen der Individual-Komponente ΔI und der Verwandten-Komponente ΔV sowie die aus Formel 3 resultierenden F_V -Werte und ihre Bedeutung sind in der Abbildung 7 schematisch dargestellt. Bisher ist diese Formel erst auf drei praktische Falle angewendet worden [42]: 1. Auf Daten uber den Fortpflanzungserfolg von Lowenweibchen, die in Gruppen oder allein leben [80, 85]. 2. Auf Daten uber den Fortpflanzungserfolg von brutenden und helfenden Buschhahern (*Aphelocoma c. coerulescens*) [86, 87]. 3. Auf Daten uber den Fortpflanzungserfolg von Wespen-Weibchen der Art *Polistes metricus*. Diese Weibchen grunden entweder allein Nester oder gemeinsam mit einer Schwester, wobei dann ein Weibchen α -Tier wird und etwa viermal so viele Nachkommen erzeugt wie das β -Tier [88, 89, 90]. Fur Lowen und Buschhaher ergaben sich F_V -Werte von 0,51 und 0,55, das heit die Halfte der verbesserten Gesamtfitne entfallt auf die indirekte Komponente, die andere Halfte auf die direkte Komponente. Fur die β -Weibchen der Wespe *Polistes* aber betrug bei positivem ΔGF_A der F_V -Wert 1,89, das heit sie verringern ihre direkte Fitne zugunsten ihrer α -Schwestern (vgl. Abb. 7, c₁). Individual- und Verwandten-Selektion konnen sich also erganzen, wie bei Lowen und Buschhahern, sie konnen aber auch gegeneinander arbeiten wie bei *Polistes*.

Konflikte. Wenn ein Altruist bei solchen entgegengesetzt wirkenden Selektionsdrucken an den Punkt gerät, von dem an ihm sein Verhalten mehr an direkter Fitneß kosten würde als es ihm an indirekter Fitneß einbringt (Abb. 7, d₂), dann sollte er die Zusammenarbeit aufgeben. Der profitierende Verwandte aber sollte versuchen, die Zusammenarbeit aufrecht zu erhalten. Es kommt zum Konflikt. Die Bedingungen für einen solchen Konflikt finden wir leicht mit Hilfe unserer Formeln für die Gesamfitneß. Eine einfache Umstellung der Formeln 2 a und 2 b ergibt:

$$\Delta N_G / \Delta N_A < r_A / r_{AG}, \text{ wenn } \Delta N_A \cdot r_A < 0 \text{ und } \Delta GF_A < 0$$

$$\Delta N_G / \Delta N_A > r_{GA} / r_G, \text{ wenn } \Delta N_A \cdot r_{GA} > 0 \text{ und } \Delta GF_G > 0$$

Konflikt entsteht also, wenn:

$$r_{GA} / r_G < \Delta N_G / \Delta N_A < r_A / r_{AG} \quad (4)$$

Beispiele für solche Situationen sind die Konflikte zwischen Geschwistern und die zwischen Eltern und Kindern. Viele Vogeleltern können nicht genügend Nahrung herbeischaffen, um alle Jungen einer Brut ausreichend zu füttern. Nehmen wir vereinfachend an, bei gleicher Futtermenge auf alle würde kein Junges überleben. Die Alternative sei, ein Junges bekommt gar nichts, und alle anderen überleben. Wie sollten sich Eltern und Junge verhalten?

Ein Jungvogel, der „freiwillig“ verzichtet (und damit Selbstmord begeht), würde eigene Junge ($r_A = 1/2$) zugunsten von Jungen seiner Geschwister ($r_{AG} = 1/4$) opfern. Laut Formel 4 lohnt sich das erst, wenn sein Selbstmord ihm mindestens zweimal so viele Nichten und Neffen wie eigene Junge einbringt ($r_A / r_{AG} = 2$). Das wäre der Fall, wenn der Jungvogel mindestens zwei Geschwister rettet, von denen jedes gleich viele Nachkommen haben wird, wie er es gehabt hätte, aber auch dann, wenn er nur ein Geschwister rettet, dessen zukünftiger Fortpflanzungserfolg mindestens doppelt so hoch ist, wie sein eigener wäre.

Für die Geschwister des Opfers sieht die Rechnung ganz anders aus. Ihnen würden aus dem Tod des anderen eigene Nachkommen erwachsen ($r_G = 1/2$), mit denen sie doppelt so verwandt wären wie mit denen des Opfers ($r_{GA} = 1/4$). Daher sollten sie versuchen, dem anderen Futter zu stehlen oder ihn gar umzubringen, solange ihr Gewinn ΔN_G halb so groß ist wie der Verlust ΔN_A des Opfers ($r_{GA} / r_G = 0,5$). Die Eltern sind mit allen Kindern gleich verwandt. Sie sollten daher das Junge opfern, daß die geringsten Überlebens- und Fortpflanzungsaussichten hat. Ihr $\Delta N_G / \Delta N_A$ -Verhältnis sollte also nur mindestens 1 sein.

Die kritischen Nutzen-Kosten-Werte steigen also, bei den hier angenommenen r-Werten, vom über-

lebenden Geschwister (0,5) über die Eltern (1,0) zum geopfertem Geschwister (2,0). Folglich sollte der Geschwister-Konflikt größer sein als der zwischen Eltern und Kindern. Und die Selektion sollte mit abnehmenden Überlebenschancen zunächst den Geschwistermord, dann Geschwister- und Kindermord und schließlich Geschwister-, Kinder- und Selbstmord fördern. Vergleicht man die Voraussagen dieser Theorie, die vor allem auf R. Trivers [24] zurückgeht, mit den vorliegenden Daten über Hungerzustand und Aggression bei Vogeljungen, so findet man eine recht gute Übereinstimmung [91]. Mit ähnlichen Überlegungen läßt sich auch der Entwöhnungskonflikt bei Vögeln und Säugern erklären, bei denen die Eltern ihre Brutpflege früher beenden als ihre Kinder zum Beispiel das Betteln um Futter [24].

Manipulation. Insbesondere für den Eltern-Kinder-Konflikt taucht häufig die Frage auf: Wer gewinnt diesen Konflikt? Aus verschiedenen Arbeiten [24, 83, 92] geht hervor, daß der Empfänger einer altruistischen Handlung den Geber in seinem Sinn manipulieren kann. Aber einige Autoren [83] sehen die Kinder als Empfänger der Brutpflege, während andere [92] die Eltern als Empfänger sehen, weil sie bei der Erzeugung von weiteren Nachkommen von den Kindern profitieren. Das Für und Wider dieser beiden Auffassungen hat R. Dawkins [2] diskutiert. Wer immer aber auch gewinnt, wir müssen damit rechnen, daß viele Verhaltensweisen, die wir als Altruismus von seiten des Gebers beschreiben, besser mit Eigennützigkeit und Manipulation von seiten des Empfängers beschrieben wären (Abb. 1). Der Test, was vorliegt, besteht darin herauszufinden, ob ein Verhalten, das die Gesamfitneß der Verwandten verbessert, den Altruisten mehr an direkter Fitneß kostet als es ihm an indirekter Fitneß einbringt (Abb. 7, d₂) oder umgekehrt (Abb. 7, d₁). Auf die praktischen Schwierigkeiten solcher Tests wird später eingegangen.

Gruppenselektion

In derselben Weise wie im Vorhergehenden für die Verwandten-Komponente diskutiert, können wir nun fragen, ob auch unter Nicht-Verwandten die Gesamfitneß eines Individuums positiv werden kann, obwohl es seine direkte Fitneß relativ zu der anderer Populationsmitglieder verringert. Anders ausgedrückt: Kann der Nutzen für die Gruppe die Kosten für das altruistische Individuum kompensieren? Prinzipiell ist das durchaus denkbar. Gruppen mit Individuen, die sich in ihrer Vermehrung einschränken, könnten auf lange Sicht (= mehrere Generationen) eine höhere Gesamfitneß haben als Artgenossen, die durch starke Vermehrung ihre Ressourcen

(zum Beispiel Futter) so weit ausbeuten, daß darunter schließlich auch die Träger ihrer eigenen Gene zu leiden haben (Enkel, Urenkel usw.). Auch in diesem Fall wäre das, was uns als Altruismus erscheint, nur ein Eigennutz der Gene. Deren relative Ausbreitung läßt sich jetzt aber weder an den eigenen unmittelbaren Nachkommen messen (Individual-Selektion), noch an den Nachkommen von Verwandten (Verwandten-Selektion), sondern erst an den eigenen Nachkommen in späteren Generationen (Gruppenselektion). Diese Idee ist vor allem durch die Arbeit von V. C. Wynne-Edwards [93] populär geworden. Er schreibt zahlreichen sozialen Verhaltensweisen (epideitic displays) die Funktion zu, Artgenossen über die Populationsdichte und über das zulässige Ausmaß an Fortpflanzung zu informieren.

Es gibt einige theoretische Modelle, die von verschiedenen Annahmen ausgehen, aber dennoch ähnliche Bedingungen voraussagen, unter denen Gruppenselektion möglich ist [1, 94]:

1. Kleine isolierte Gruppen mit 10 bis höchstens 20 Individuen, von denen in einigen Gruppen zufällig alle Altruisten sind.
2. Weniger als 5% Genfluß pro Generation, das heißt in eine Gruppe von 10 Individuen darf nur jede zweite Generation ein Fremder einwandern, weil sonst die genetische Verschiedenheit zwischen den Gruppen zusammenbricht.
3. Eine hohe Gründungs- und Sterberate von ganzen Gruppen (etwa 50% pro Generation), wobei Gruppen mit eigennützigen Individuen schneller aussterben müssen als Gruppen mit altruistischen.

Selbst unter diesen strikten und für die meisten Populationen unnatürlichen Bedingungen sagen die meisten Modelle nicht eine völlige Überlegenheit der Altruisten voraus, sondern nur ein Gleichgewicht zwischen altruistisch und eigennützig handelnden Individuen. Noch unwahrscheinlicher ist deshalb, daß die Evolution von Altruismus durch einen Vorteil für die Art erklärt werden kann. Die Bedingungen dafür müßten noch schärfer und damit noch unbiologischer sein.

Dennoch kann Gruppenselektion funktionieren, zumal wenn man einräumt, daß die meisten Modelle Annahmen machen, die von vornherein die Gruppenselektion erschweren [95]. Auch hier heißt die Frage also nicht: Gruppenselektion oder andere Selektion?, sondern: Welche relative Bedeutung kommt der Gruppenselektion für die Evolution von Altruismus zu? Diese relative Bedeutung in einem ähnlichen Faktor auszudrücken wie bei der Verwandten-Selektion dürfte aber weitaus schwieriger sein, weil die notwendigen Fitneß-Daten noch schwieriger zu sammeln sind [42]. Zunächst müßte man zeigen, daß innerhalb einer Gruppe sowohl ΔGF_A als auch ΔGF_G negativ sind (vgl. Formeln 2 a und 2 b). Die meisten Autoren schreiben der Gruppenselektion

eine geringe Bedeutung zu — zumal dieselben Bedingungen, die Gruppenselektion fördern (zum Beispiel kleine Gruppen mit wenig Genaustausch), auch die Verwandten-Selektion fördern.

Schwierigkeiten mit der Theorie in der Praxis

Obwohl es mit Hilfe der mathematischen Formulierungen theoretisch einfach ist, die Bedeutung von Individual-, Verwandten- und Gruppenselektion zu ermitteln, ist die praktische Anwendung auf konkrete Fälle äußerst schwierig. Der Grund: Zuverlässige Daten über Verwandtschaft und Nachkommenszahlen sind für viele Tierarten im Freiland nur schwer zu bekommen. Der Verwandtschafts-Koeffizient r muß meist durch Stammbaum-Analysen bestimmt werden. Diese Analysen (wer stammt von wem ab?) sind nicht nur zeitraubend, sie können auch zu Fehlern in der Berechnung von r führen, zum Beispiel dann, wenn die Vaterschaft nicht 100%ig sicher ist. Und das scheint bei mehr Arten der Fall zu sein, als wir bisher dachten. Ferner wird r unterschätzt, wenn die Beobachtungen nicht weit genug zurückreichen; dann werden nämlich Querverbindungen und Inzucht innerhalb der Population übersehen. Und außerdem ist r mit zunehmender Zahl an Querverbindungen immer schwieriger zu erhalten und zu analysieren [96].

Die relative Zahl der fortpflanzungsfähigen Nachkommen als Maß für die Fitneß eines Individuums ist bei einigen Arten gar nicht zu erhalten, wie zum Beispiel bei Wassertieren mit planktonischen Larven. Dann müssen Ersatzmaße herhalten: die Zahl der schlüpfenden Jungen, die Zahl der Eier oder gar die Zahl der Kopulationen. Aber mit jedem Schritt weg vom eigentlichen Maß steigt die Zahl der Fehlermöglichkeiten.

Bei anderen Arten sind die relevanten Nachkommenszahlen zum Beispiel nur durch aufwendige Markierungen und Wiederfunde zu bekommen. Aber ist es zulässig, alle markierten Tiere, die nicht wiedergefunden werden, als tot zu registrieren? Sie könnten auch ausgewandert sein. Ist es gerechtfertigt, anzunehmen, die Ausgewanderten hätten in ihrer Population die gleichen Überlebenschancen oder die gleichen altersabhängigen Reproduktionswerte wie die, die in der untersuchten Population geblieben sind? Kann ich davon ausgehen, daß die ökologischen Bedingungen und untersuchten Populationen über langen Zeitraum stabil sind?

Die Antworten auf diese und andere Fragen werden je nach untersuchter Tierart, ökologischen Bedingungen, Dauer der Untersuchung und finanziellen Mitteln mehr oder weniger zuverlässig sein. Damit wird auch die Berechnung der Fitneß-Komponenten mehr oder weniger zuverlässig.

Hinzu kommt eine Schwierigkeit, die im untersuchten System selbst liegt. Um zum Beispiel den F_V -Wert zu errechnen, den relativen Anteil der Verwandten-Komponente an der Gesamtfitneß, muß man Individuen haben, die verschiedene Strategien verfolgen. Sind aber altruistisch handelnde Tiere den eigennützig handelnden unter allen Umständen überlegen, werden letztere völlig aus der Population verdrängt. Dann müßte man für die Berechnung von F_V die Fitneß der vorherrschenden Strategie mit der einer nicht mehr vorhandenen Alternativ-Strategie vergleichen. Und das geht nicht. Sinnvoller ist es daher, an Tieren zu arbeiten, bei denen Alternativen entweder natürlich vorkommen oder sich experimentell schaffen lassen [97].

Vielleicht sind diese zahlreichen praktischen Schwierigkeiten ein Grund dafür, warum manche Feldforscher resignieren und andere, in einer Flucht nach vorn, den Theoretikern vorwerfen, ihre am Schreibtisch entwickelten Modelle würden den biologischen Realitäten nicht gerecht. Der Vorwurf richtet sich besonders gegen einige vereinfachende Annahmen in solchen Modellen: Die meisten Modelle gehen von einem Genlocus mit zwei Allelen aus, von denen eines altruistisches, das andere eigennütziges Verhalten steuert. Sie berücksichtigen nicht, daß das gleiche Allel vor verschiedenem genetischen Hintergrund verschiedene Auswirkungen haben kann. Sie gehen von diskreten, nicht überlappenden Generationen aus, von Panmixie in unbegrenzten Populationen. Sie lassen die Selektion entweder nur an den handelnden Individuen ansetzen und betrachten die Empfänger als neutral, oder sie betrachten allenfalls Interaktionen zwischen zwei Individuen, aber nicht das ganze Netzwerk von sozialen Beziehungen mit allen ihren Rückwirkungen auf Geber und Empfänger [7, 98].

Zugegeben, das alles sind für die meisten Tierarten unbiologische Annahmen. Aber das berechtigt nicht zu dem Vorwurf, die Modelle seien unbrauchbar, oder zu den bei vielen sehr starken Vorbehalten gegen die Theorie der Verwandten-Selektion. Zahlreiche dieser Einwände treffen nämlich auf die meisten populationsgenetischen Modelle zu, ob sie nun Körpermerkmale wie Größe und Färbung oder Verhaltensweisen wie Nahrungssuche und elterliche Brutpflege beschreiben. Und doch arbeitet man mit diesen Modellen, und niemand zweifelt an der Individual-Selektion [67]. Außerdem gibt es Modelle, die berücksichtigen, daß die Merkmalsausprägung von mehreren Genen abhängt [99, 100] oder daß die Populationen nicht unbegrenzt sind [98]. Diese komplizierteren Modelle modifizieren zwar gelegentlich die Aussagen der einfacheren genetischen Modelle, verändern sie aber nicht grundlegend [98, 101, 102].

Das soll nicht darüber hinwegtäuschen, daß viele, selbst grundlegende Fragen in der Soziobiologie bis heute ungeklärt sind. So wird zum Beispiel r als Maß für Verwandtschaft in der Literatur verschieden definiert und verschieden gemessen [1, 103, 104]. Ebenso besteht keine Einigkeit darüber, bis zu welcher vorhergehenden Generation die gemeinsame Herkunft zweier Allele gemessen werden sollte: Nur bis zu den Eltern, bis zu den Urgroßeltern oder noch weiter? Je weiter man zurückgeht, desto größer kann r werden. Damit können sich die Voraussagen über den zwischen zwei Individuen zu erwartenden Altruismus allein aufgrund der Definition ändern. Wir dürfen deshalb von solchen mathematischen Modellen keine exakte Beschreibung der biologischen Wirklichkeit erwarten, was manche Kritiker der Soziobiologie vielleicht tun. Die mathematischen Modelle sind, wie jede verbal geäußerte Hypothese auch, vor allem heuristisch wertvoll und helfen, die relevanten Daten zu sammeln und zueinander in Beziehung zu setzen [105]. Modelle sind also Werkzeuge. Die Nützlichkeit dieser Werkzeuge zeigt sich schon darin, daß die Bedeutung der Verwandtschaft für die Evolution sozialen Verhaltens erst von dem Moment an zunehmend erkannt wurde, in dem W. D. Hamilton [8] das Konzept der Gesamtfitneß in der einfachen Formel $c/b < r$ ausdrückte. Das heißt nicht, daß damit alle Studien über Sozialverhalten, die vor diesem Zeitpunkt vor allem die Individual- und Gruppenselektion in den Vordergrund stellten, überholt sind. Es heißt nur, daß mit der Verwandten-Selektion ein neuer Gesichtspunkt (aber kein neuer Selektionstyp!) hinzugekommen ist, der manche Erscheinungen im sozialen Zusammenleben von Tieren besser oder überhaupt erst erklären kann. Damit ist die Soziobiologie auch keine neue Wissenschaft, sondern nur eine konsequente Ausweitung von Darwins Evolutionstheorie auf alle Träger der betrachteten Gene.

Ich danke allen Kollegen, die in Diskussionen Anregungen und Verbesserungsvorschläge lieferten, insbesondere J. Lamprecht und F. Trillmich, die auch das Manuskript kritisch durchsahen. H. Birke und D. Schmidl danke ich für das Anfertigen der Abbildungen.

SCHRIFTTUM

[1] E. O. Wilson: Sociobiology. Belknap Press. Cambridge. London 1975. — [2] R. Dawkins: The Selfish Gene. Oxford University Press. Oxford 1976. — [3] W. Wickler, U. Seibt: Das Prinzip Eigennutz. Hoffmann & Campe. Hamburg 1977. — [4] J. R. Krebs, N. B. Davies: Behavioural Ecology. Blackwell. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne 1978. — [5] H. Markl (Hrsg.): Evolution of Social Behaviour: Hypothese and Empirical Tests. Verlag Chemie. Weinheim, Deerfield, Basel 1980.

Das gesamte, 106 Zitate umfassende Schrifttum kann bei der Redaktion angefordert werden.